AMAZONIANA	VI	3	279 – 297	Kiel, Juli 1978

Die Struktur und Belastbarkeit von Ökosystemen

von

O. Fränzle
Geographisches Institut Kiel

Inhaltsverzeichnis

1. Einführung

Ein Blick in die Literatur, namentlich aber zahlreiche Pressemitteilungen zeigen, daß die Wörter "Stabilität" und "Belastbarkeit" bei der Erörterung sehr verschiedener Sachverhalte einen offensichtlich hohen Beliebtheitsgrad aufweisen. Wie in vielen anderen Fällen ist der überlieferte Sprachgebrauch jedoch auch hier selbst im fachwissenschaftlichen Kontext nicht eindeutig und Begriffsinhalt wie -umfang schwanken beträchtlich.

Daher scheint es angebracht, einführend zu zeigen, daß sich theoretisch und empirisch sinnvolle Aussagen über die Stabilität und Belastbarkeit von Ökosystemen gründen auf (zumindest prinzipiell beliebig präzisierbare) Aussagen über die Struktur der jeweiligen konkreten Systeme, deren bedeutungsvollste Eigenschaften in der zielgerichteten Organisation und der Fähigkeit zur Selbstregulation bestehen. Ihre Darstellung beschränkt sich auf die Gegenstandsbereiche, die für die Themenstellung dieser Sitzung belangvoll sind und beschreibt zunächst in allgemeiner formaler Hinsicht diejenigen Systemfunktionen, denen stabiles bzw. labiles Verhalten von Ökosystemen als empirischer Modellfall zuzuordnen ist. Analog wird auch der Begriff "Belastung" zunächst in systemarer Sichtweise allgemeiner gefaßt und dann konkret expliziert. Danach werden Fragen der Parametrierung behandelt und abschließend die Belastbarkeit von Böden und Sedimenten in ihrer Bedeutung für die Stabilität von Waldgesellschaften dargestellt.

2. Struktur und Verhalten von Systemen

Als System wird eine Menge von Elementen bezeichnet, während die Menge der sie verknüpfenden Relationen Struktur bzw. Organisation genannt wird. Nach außen ist das System etwa dadurch abgegrenzt, daß seine "Elemente untereinander in engerem Zusammenhang stehen als zu ihrer Umgebung" (SACHSSE, 1974). Der Begriff "System" ist also relativ: ein bestimmter, entsprechend der jeweiligen Fragestellung ausgewählter Ausschnitt der (virtuellen) Realität wird in systemarer Darstellung modellartig repräsentiert. Dabei werden aus der (potentiell unendlichen) Vielfalt der physikalischen, biologischen usw. Gebilde bestimmte ausgewählt und durch einen Abstraktionsprozess als Komponenten (Elemente, Subsysteme) eines Systems definiert; analog wird aus der unendlichen Menge von Relationen, welche die Elemente miteinander verknüpfen, eine bestimmte Auswahl getroffen. Je nach dem Abstraktionsniveau der Betrachtung bzw. der intendierten Analysenfeinheit der Untersuchung kann ein Objekt also entweder den Rang eines Elementes oder eines Teilsystems bzw. Systems besitzen.

Das Verhalten eines Systems läßt sich dann ganz allgemein entweder als Reaktion auf Reizsignale oder kommunikative Signale darstellen; es kann aber auch ein sogenanntes spontanes Verhalten beobachtet werden, das sich bei genauerer Analyse als Reaktion auf innere Reizsignale bzw. die Verarbeitung äußerer Reizsignale beschreiben läßt (FLECHTNER, 1972). Signale stellen Inputs dar, deren Verarbeitung zu einer Zustands- bzw. Verhaltensänderung (allgemein einer Transformation) des Systems führt, die sich in Outputs äußert.

Für eine allgemeine theoretische Behandlung dieser Vorgänge liefert die Transforma-

tionstheorie (vgl. FLECHTNER, l.c.) die formale Basis[1]; sie zeigt, daß es zwar Systeme gibt, die sich von selbst verändern, daß jedoch in den meisten Fällen die Transformation realer Systeme von außen hervorgerufen oder beeinflußt wird. Systeme, deren Zustand sich nicht von selbst ändert, befinden sich im Sinne der Transformationstheorie im inneren Gleichgewicht, und herkömmlicherweise werden dann drei Arten des Gleichgewichts unterschieden: a) stabiles, b) labiles und c) indifferentes Gleichgewicht. Im Falle a) stört ein limitierter Input das Gleichgewicht; das System strebt aber, danach sich selbst überlassen, wieder der alten Gleichgewichtslage zu. Beim labilen Gleichgewicht genügt ein noch so kleiner Input, um das System definitiv aus seiner alten Gleichgewichtslage zu entfernen; es verändert sich solange, bis schließlich eine neue Gleichgewichtslage erreicht ist. Beim indifferenten Gleichgewicht schließlich führt jede Verschiebung lediglich zu einer räumlichen Lageänderung, aber das System erfährt keine (sonstige) Transformation.

Mit der einschränkenden Kennzeichnung "limitierter Input" ist der wichtige Hinweis gegeben, daß die Gleichgewichtslage eines Systems nicht nur von dessen spezifischer Struktur abhängt, sondern auch eine Funktion der jeweiligen Inputs darstellt; unter dem Einfluß entsprechend starker Inputs kann jedes System labil werden. Wesentlich ist ferner - wie die Analyse des hier besonders interessierenden Falles a) zeigt -, daß die Stabilität eines Systems durch negative (kompensierende) Rückkoppelungsphänomene bewirkt wird, d.h. die durch Störungen (limitierte externe Inputs) hervorgerufene Systemänderung wird durch zyklische Transformation rückgängig gemacht[2].

Da die Kompensation von Störungen durch ein System mit Hilfe negativer Rückkoppelungen (infolge Informationsübertragung und elementspezifischer Ansprechzeit) nicht trägheitsfrei erfolgt, schwingt dieses System um einen Durchschnittszustand, der kybernetisch als Sollwert bezeichnet wird. Die Stabilität eines Systems ist demnach umso höher, je kleiner die Amplitude der Schwingungen um diesen thermodynamisch noch näher zu kennzeichnenden Gleichgewichtszustand ist; die Periodenlänge ist hingegen ein Parameter für die Regelgüte (R), d.h. die Qualität der die Störung eliminierenden Kompensationsmechanismen. Begriffe wie "Stabilität" und "Labilität" sind also nur sinnvoll anwendbar in Bezug auf definierte Periodenlängen. SCHAEFFER (1972) schlug die sog. Regelfläche (d.i. die Fläche F zwischen Schwingungskurve und Sollachse) als Maß für die Regelgüte vor und definiert entsprechend

$$R = F^{-1} \qquad (1)$$

Wenn $F \to 0$ (für $t \to \infty$), dann nimmt die Stabilität zu.

1) Die biologische Theorie der Anpassung ist damit eine Interpretation der allgemeinen Transformationstheorie, die technische Regeltheorie, die von grundlegender Bedeutung für eine Vielzahl von technischen Disziplinen geworden ist, stellt eine andere dar, und eine Fülle weitere Disziplinen wie Geographie, Soziologie und Wirtschaftswissenschaft könnten wenigstens teilweise als weitere Interpretationen behandelt werden.

2) Positive (kumulative) Rückkoppelung liegt dagegen vor, wenn die Änderung der Ausgangsgröße eines Elementes verstärkend auf eine seiner Eingangsgrößen zurückwirkt. Dies führt zu einer irreversiblen Veränderung des Systems, z.B. evolutiv zur Erzeugung komplexerer Strukturen bei autokatalytischen Prozessen oder degenerativ zur Zerstörung des Systems oder einzelner seiner Teile.

3. Stabilität und Belastbarkeit von Ökosystemen

3.1. Das Fließgleichgewicht als stabiler Zustand offener Systeme

Ausgehend von dieser allgemeinen formalen Fassung systemarer Stabilität und Labilität lassen sich nun die entsprechenden Verhaltensweisen von Ökosystemen, die als offene Systeme Energie und Materie mit ihrer Umgebung austauschen, aufgrund spezieller Ableitungen der Thermodynamik irreversibler Prozesse präziser fassen. Diese erweitert den Gültigkeitsbereich der klassischen Formulierung des Entropiesatzes durch CLAUSIUS und CARNOT

$$dS \geqslant 0 \qquad (2)$$

durch Einbeziehung eines Flußterms auf offene Systeme (PRIGOGINE, 1947, 1972):

$$dS = d_eS + d_iS$$
$$d_iS \geqslant 0 \qquad (3)$$

Dabei bedeuten d_iS die Entropieerzeugung des Systems aufgrund irreversibler (interner) Prozesse[1)] und d_eS, das im Gegensatz zu d_iS kein definiertes Vorzeichen besitzt (also auch negativ werden kann), den Entropiefluß über die Systemgrenzen aufgrund von materiellen und energetischen Austauschvorgängen mit der Umgebung.

Aus Gleichung 3 folgt, daß Systeme im Zuge der Entwicklung ihre Entropieproduktion bis zu einem Minimum verringern können, das mit den äußeren, an den Systemgrenzen gegebenen Bedingungen (etwa Temperatur- oder Konzentrationsgradienten) vereinbar ist, und daß diese Zustände stationär sind, sofern dS = 0 bzw.

$$d_eS = -\, d_iS \leqslant 0 \qquad (4)$$

Gleichung 4 impliziert, daß derartige stationäre Zustände vom klassischen thermodynamischen Gleichgewicht verschieden sind; denn dann wäre d_iS und - nach Gleichung 4 - auch $d_eS = 0$.

Da ein offenes System nicht von selbst diesen mit minimaler Entropieproduktion gekoppelten Zustand - er wird hier und im folgenden üblicherweise als Fließgleichgewicht bezeichnet - spontan verlassen kann, ist er zugleich stabil im Sinne der vorstehenden allgemeinen Definition (Stabilitätskriterium von GLANSDORFF & PRIGOGINE, 1971).

1) Im einzelnen gilt $\frac{d_iS}{dt} = \Sigma J_iX_i$ (DE GROOT & MAZUR, 1969)
Dabei bedeuten J_i die "Flüsse", d.h. die Durchsätze von Wärme, Materie, chemische Umsetzungen und X_i die Gradienten, das sind die Differenzen von Temperatur, Konzentration, elektrischem oder chemischem Potential, zwischen denen der Fluß erfolgt. Die Stärke der Flüsse hängt dabei erstens von Materialkonstanten L_i ab (d.h. Koeffizienten der Wärmeleitung, Diffusionsgeschwindigkeit und chemischen Reaktionsgeschwindigkeit) und zweitens von den Gradienten, so daß die Bezeichnung J = LX gilt. Daraus folgt, daß die Entropieproduktion der ersten Potenz der L_i und dem Quadrat der X_i proportional ist.

Solange ein System sich im Fließgleichgewicht befindet, werden also die einwirkenden Kräfte so durch entgegengesetzte "ausgeglichen . . ., daß die Komponenten des Systems in ihren Konzentrationen stationär sind, obgleich das System von Materie durchflossen wird" (LEHNINGER, 1970).

Dieses Stabilitätskriterium offener Systeme, das in seiner erweiterten Form (PRIGOGINE et al. 1972) auch biologische Systeme adäquat subsumiert, verknüpft die phänomenologische Fassung des Evolutionsprinzips mit der Thermodynamik: "Darwin's Prinzip erscheint als ein an bestimmte physikalische Voraussetzungen gebundenes ableitbares Optimalprinzip, nicht etwa als ein der Biosphäre allein zugrunde liegendes irreduzibles Phänomen . . . . . Begriffe wie Selektionsspannung und Selektionswert lassen sich bei Annahme definierter, dynamischer Bedingungen (z.B. konstanter Flüsse oder 'Kräfte') physikalisch objektivieren und quantitativ formulieren" (EIGEN, 1971).

Lebende Systeme sind nach diesen Feststellungen und hier nicht zu erörternden Ableitungen aus der GIBBS'schen Beziehung zwischen freier Energie, Enthalpie und Entropie gegenüber ihrer abiotischen Umwelt durch erhöhten Gehalt an freier Energie ausgezeichnet (vgl. BRODA, 1975); sie verhalten sich negentropisch. Das in Gleichung 4 formulierte thermodynamische Fließgleichgewicht kann nur durch ständigen Energiefluß (Strahlung, chemische Energie) aus der Umgebung aufrecht erhalten werden; sein definitives Aufhören kennzeichnet den Strukturverfall des Systems[1)].

3.2. Der Stabilitätsbereich von Ökosystemen

Aus dem oben Gesagten folgt (vgl. DE GROOT & MAZUR, 1969), daß das thermodynamische Fließgleichgewicht ein Sonderfall eines stationären Zustandes ist, der nur unter bestimmten Randbedingungen eintritt. Ist er erreicht, so spricht man allgemein von Angepaßtsein; und dieses kann in verschiedenen Abstufungen vom optimalen bis zum gerade noch erträglichen Zustand reichen. Daher liegt es nahe, als Stabilitätsbereich eines offenen Systems die Menge von Systemzuständen zu definieren, innerhalb deren Störungen ohne permanente Änderung der Struktur und des eingestellten Fließgleichgewichts kompensiert werden. Seine Größe ist nach den vorstehenden Ausführungen mit der inneren Struktur des Systems gegeben, die bestimmt, welche Art und Menge von Störungen kompensatorisch bearbeitet werden können. Der Stabilitätsbereich definiert zugleich die Belastbarkeit eines Systems.

Von Bedeutung ist dabei, daß Störungen nicht diffus auf ein Ökosystem einwirken, sondern über seine Elemente, die im allgemeinen auf die gleiche Störung unterschiedlich reagieren und die für das System auch von unterschiedlicher Bedeutung sein können. Eine einfache Maßzahl für die relative systemare Bedeutung eines Elementes ist die Bindungsdichte, welche die Menge elementeigener Input-Outputrelationen angibt; ihre Veranschaulichung erfolgt durch gerichtete Graphen oder aquivalent durch die Zeilen- und Spaltensummen von Matrizen.

Ein STÖCKER (1974) entlehntes Beispiel mag dies veranschaulichen. Abb. 1 zeigt die unterschiedliche Reaktion eines Systems unter dem Einfluß einer (qualitativ und quan-

1) Für die Effizienz des Energieflusses in belebter Materie war der an die Existenz eukaryontischer Zellen gebundene Übergang zur Sauerstoffatmung von entscheidender Bedeutung; nunmehr konnten die morphologische und funktionelle Differenzierung außerordentlich beschleunigt ablaufen (SCHIDLOWSKI, 1971; WARBURG, 1966) und sich immer rascher neue Taxa bilden und zu hierarchisch gegliederten Biozönosen zusammenschließen.

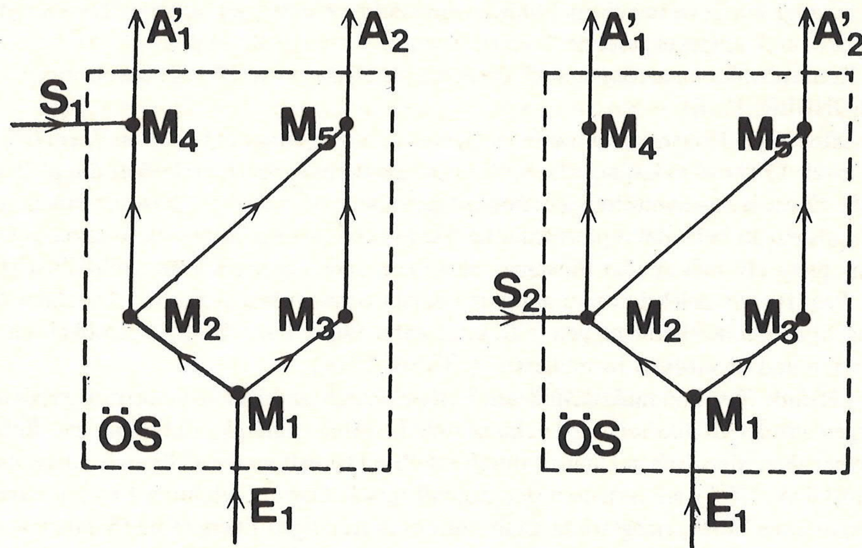


Abb. 1: Schema eines einfachen Ökosystems mit unterschiedlichem Angriffspunkt der Störungen S_1, S_2. E_1 = normale Einwirkung der Umgebung auf das System; A_i bzw. A'_i = normale bzw. unter dem Einfluß von Störungen veränderte Rückwirkung (Outputs) auf die Umgebung des Systems; M_i= Systemelement (nach STÖCKER, 1974, verändert).

titativ) gleichen Störung auf zwei Elemente verschiedener Bindungsdichte und -qualität; Abb. 2 verdeutlicht, wie sich aus dem Angriffspunkt von Störungen und den Elementrelationen sowie Regenerationsprinzipien sehr unterschiedliche Konsequenzen ergeben können. "Wirkt S_1 auf M_1,so kann der Ausgang dieses Elementes und damit des Systems verändert werden, die Störung kann von M_1 aus aber über keine Kette R_1 erreichen. Folglich ist M_1 ein wiederherstellbares Element. R_2 ist dagegen für die Störung S_2 direkt über M_2 erreichbar, da R_2, M_2 . . . direkt verbunden sind. Führt die Störung zum Ausfall von M_2, so bedeutet dies, daß nicht nur R_2 ausfällt und damit M_2 nicht regenerierbar ist, sondern auch, daß das System zerfällt, da R_1 und M_1 gleichfalls betroffen werden. M_2 ist ein zentrales Element".

Für eine Biozönose als negentropisches Kompartiment eines Ökosystems gilt speziell, daß ihre innere Eigenstabilität allgemein mit der Zahl ihrer Rückkoppelungen wächst; am wichtigsten für ihren Bestand sind mithin die Elemente, von denen stramme (etwa korrelationsstatistisch bestimmbare) negative Koppelungen ausgehen. Umgekehrt ist eine Lebensgemeinschaft umso leichter extern beeinflußbar (steuerbar), je höher die Zahl ihrer strammen intersystemischen Reihen- und vor allem Parallelkoppelungen ist. Eine artenarme Biozönose kann gegenüber äußeren Einflüssen also stabiler als eine artenreiche sein.

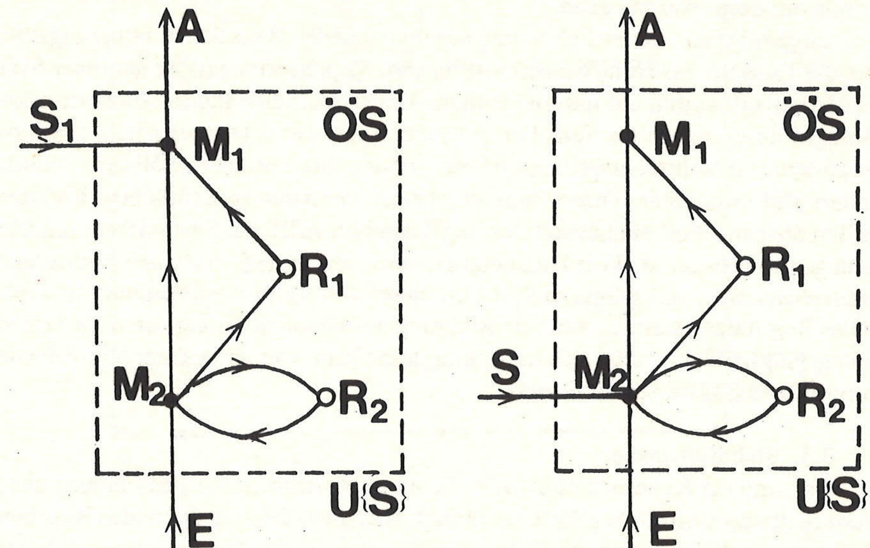


Abb. 2: Schema eines aus den Elementen M_i, R_i bestehenden Ökosystems unter dem Einfluß unterschiedlich angreifender Störungen. (nach STÖCKER, 1974, verändert)
Links: Reversible Änderung des System-Outputs A bei Störung des regenerierbaren Elements M_1.
Rechts: Zerfall des Systems bei Störung des zentralen Elemants M_2, das über eine Rückkoppelungsschleife mit dem regenerierenden Element R_2 verbunden ist.

Wichtig sind ferner die ökologische Valenz und die durchschnittliche Lebensdauer der Bestandsbildner. Da stenöke Arten weit empfindlicher gegenüber Veränderungen ihrer Lebensbedingungen sind als euryöke, sinkt die Stabilität eines Systems mit der Zahl seiner kurzlebigen stenöken Elemente. Bei Betrachtung größerer Zeiträume ist auch die genotypische Plastizität zu berücksichtigen; denn die Transformationsgeschwindigkeit eines Systems wächst mit der Zahl der plastischen Komponenten, die rasch neue Ökotypen bilden.

An diese allgemeine Kennzeichnung der biozönotischen Stabilitätsbedingungen seien einige ergänzende Anmerkungen zu den Regulationsmechanismen der Elemente und ganzer Ökosysteme angeschlossen. Bei einer Ausweitung der Betrachtung auf Ökosysteme ist vor allem die Tatsache zu berücksichtigen, daß der Biotop als zeitlich variable Inputklasse auf die Biozönose einwirkt und dieses (ggf. solcherart transformierte) lebende System auf dem Wege der Rückkoppelung den Biotop beeinflußt. STEGMÜLLER (1961) hat rückgekoppelten Makrosystemen mit Selbstregulation eine elegante formale Analyse gewidmet, auf die

hier nur verwiesen werden kann.

Umgekehrt ist bei der Erörterung der individuellen Reaktionen höher organisierter Tiere die Tatsache der Homöostase bestimmend. Sie können nicht ihr gesamtes System kurzfristig als Reaktion auf unterschiedliche Umwelteinflüsse ändern, sondern müssen Störungen durch geregeltes Verhalten einzelner Teilsysteme kompensieren. Diese zumeist sehr komplexen Mehrfachregelungssysteme können ihre optimalen Sollwerte innerhalb limitierter Störungsfelder derart variieren, daß die zentralen (wesentlichen) Funktionen erhalten bleiben: Wird ein bestimmtes Regelungssystem S_1 des Systems S durch äußere Störungen so belastet, daß die Parameter-Istwerte von S_1 stark von ihren optimalen Sollwerten abweichen, und gelingt es S_1 nicht, diese Störung zu kompensieren, so wird ein zweites Regelungssystem S_2 von S in Richtung auf Restabilisierung von S_1 wirksam, indem die Regelungsgrößen von S_2 sich in bestimmtem Grade von ihren unter Normalbedingungen optimalen Sollwerten entfernen.

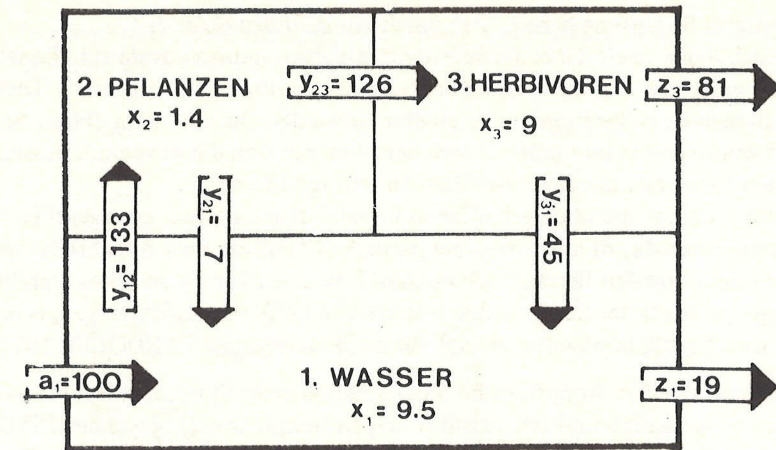
3.3. Stabilitätsmaße

Während die Kybernetik über eine Reihe von Verfahren zur Bestimmung des Stabilitätsverhaltens dynamischer Systeme verfügt, ist die Aufhellung der realen Regelungsmechanismen von Ökosystemen noch zu wenig fortgeschritten, um eine streng kybernetische Analyse ihrer Belastbarkeit vorzunehmen. Daher gibt es bislang nur wenig Ansätze zu einer quantitativen Erfassung der Stabilität von Ökosystemen (BAUER et al. 1973; BECHTEL & COPELAND, 1970; BULGAKOVA, 1968; ELLENBERG, 1973; LEIGH, 1965; MARGALEF, 1969; MAY, 1973; MÜLLER, 1977; REGIER & COWELL, 1972; SCHAEFER, 1974; SMITH, 1971; STÖCKER, 1974; WATT, 1968). AMMER (1969) und RIEDEL (1977) entwickelten Vorstellungen über die Belastung der Landschaft und ihre gutachtliche Bewertung, AULIG et al. (1977) konzipierten eine ökologische Risikoanalyse zur Bestimmung bestehender bzw. zu erwartender Beeinträchtigungen natürlicher Ressourcen. Zur Kennzeichnung der Situation seien daher im folgenden drei methodische Ansätze beschrieben, die Veränderungsraten (prinzipiell) für jede Systemkomponente zu berechnen und damit die Stabilität des Systems zu bestimmen gestatten.

(i) Das erste und allgemeinste Verfahren geht aus vom diagnostischen Modell eines aus n Komponenten bestehenden Systems (vgl. beispielsweise MARGALEF, l.c. und SMITH, l.c.), wobei jede Komponente in bezug auf verschiedene Merkmale (etwa Schwermetallgehalt) quantitativ analysierbar sei. Rechnerisch setzt sich die hier interessierende Veränderungsrate einer Komponente i (dx_i/dt) dann zusammen aus dem Stoff- oder Energieaustausch (a_i = Input, z_i = Output) mit der Umgebung des Systems sowie dem Transfer ($y_{1i} + \ldots + y_{ni}$) von jeder Systemkomponente nach i und dem Transfer ($y_{i1} + \ldots + y_{in}$) von der in Rede stehenden Komponente nach jeder anderen des Systems:

$$dx_i/dt = a_i - z_i + (y_{1i} + y_{2i} + \ldots + y_{ni}) - (y_{i1} + y_{i2} + \ldots + y_{in}) \qquad (5)$$

Abb. 3 veranschaulicht diese Zusammenhänge an dem von ECKENSBERGER (1977) nach SMITH (l.c.) veränderten Beispiel der Phosphorflüsse in einem 3-Komponenten-System. Die Entwicklung des diagnostischen Ökosystemmodells beginnt nun mit der Umwandlung der vorstehenden funktionellen Verknüpfungen in Funktionsgleichungen. Dazu



Legende:
x_1 = Anteil des Phosphors im Wasser
x_2 = Anteil des Phosphors in den Pflanzen
x_3 = Anteil des Phosphors in den Herbivoren
a_1 = Eingangsgröße für Phosphor in das Wasser
z_1 = Ausgangsgröße für Phosphor aus dem Wasser
z_3 = Ausgangsgröße für Phosphor aus den Herbivoren
y_{12} = Transferrate des Phosphors vom Wasser in die Pflanzen
y_{21} = Transferrate des Phosphors aus den Pflanzen in das Wasser
y_{23} = Transferrate des Phosphors von den Pflanzen in die Herbivoren
y_{31} = Transferrate des Phosphors aus den Herbivoren in das Wasser

Abb. 3: Phosphor-Fluß in einem aquatischen 3-Komponenten-Ökosystem (nach ECKENSBERGER und BURGARD, 1977 aus SMITH, 1970 verändert).

werden die Output- und Transfer-Relationen (z_i, y_{ij}) durch Parameterfunktionen - beispielsweise $z_1 = c_1x_1$, $y_{31} = c_6x_3$, $y_{12} = c_3x_1x_2$ - ersetzt, welche die Flüsse oder Funktion der jeweiligen Stoffkonzentration in den einzelnen Komponenten beschreiben:

$$dx_1/dt = a_1 + c_4x_3 - c_3x_1x_2 - c_1x_1 \qquad (6.1)$$

$$dx_2/dt = c_3x_1x_2 - c_4x_2 - c_5x_2x_3 \qquad (6.2)$$

$$dx_3/dt = c_5x_2x_3 - c_6x_3 - c_2x_3 \qquad (6.3)$$

Die durch Messung zu bestimmenden c_i-Werte dieses Modells sind also mathematisch Konstanten, funktionell die für die Dynamik des Systems maßgebenden Parameter.

Ein derartiges Gleichungssystem gestattet die Simulation des 'realen' Systems im Computer, indem man mit einer Ausgangsverteilung der x_i-Werte beginnt und prüft, wie die Systemkomponenten auf eine Variation der externen Inputs a_i reagieren. Die Ergebnisse sind im Experiment oder durch Freilanduntersuchungen empirisch zu überprüfen, so daß auf dem Wege der Iteration eine immer bessere Übereinstimmung zwischen Modell und Wirklichkeit herbeigeführt wird, wobei auch interne und externe Faktoren, die für die Dy-

namik des Systems Bedeutung haben, Berücksichtigung finden (können).

Eine große Rolle spielt dabei die Sensitivitätsanalyse; denn sie gestattet, die relative Bedeutung der einzelnen Parameter c_i für das System quantitativ zu bestimmen. Dies geschieht, indem man einen bestimmten Parameter - etwa den Output z_1 im obigen Beispielsfall - zum Kriterium macht und prüft, in welchem Ausmaß sich dieser verändert, wenn man jeden einzelnen Parameter um einen bestimmten Betrag variiert.

Stabilität im Sinne der oben getroffenen Feststellungen ist also dann gegeben, wenn die Veränderungsraten dx_i/dt aller (bzw. bei partieller Stabilität einer Anzahl) Systemkomponenten periodisch um den Betrag 0 schwanken. Eine schärfere Fassung des Stabilitätsverhaltens ergibt sich aus der Struktur des Systems von Differentialgleichungen, welche das reale System modellartig repräsentieren (vgl. hierzu beispielsweise PANDOLFI, 1975).

(ii) Der Einfluß einer Störgröße und das Verhalten eines Systems läßt sich ferner aus der Differenz von Ausgangs- und Istzustand (unter Störungseinfluß) berechnen (STÖCKER, l.c.), und man erhält damit ein (statisches) Stabilitätsmaß, sofern die Störung im Sinne der Abschnitte 2 und 3.2 limitiert ist.

Da Ökosysteme bzw. ihre Kompartimente multivariate Systeme darstellen, kann ihr Zustand durch Meßwertvektoren erfaßt werden, und zur Kennzeichnung der Systemänderung kann der Abstand des Kontrollsystems vom gestörten System im n-dimensionalen Merkmalsraum dienen. Besonders empfehlenswert ist das normierte Abstandsmaß (RAO, 1973; AHRENS & LÄUTER, 1974).

(iii) Noch wesentlich einfacher, aber für viele Zwecke völlig hinreichend ist die ebenfalls von STÖCKER (l.c.) vorgeschlagene eindimensionale Differenzmethode[1]: Sei $\Delta u = |u_o - n_j|$, wobei u_o den Ausgangszustand und u_j den Istzustand bedeuten, und $\Delta_u = f(x_j = \text{Störgröße})$, dann ist das Stabilitätsmaß

$$S_j = 1 - \frac{|u_o - u_j|}{u_o} \quad \text{für } u_o \geqslant u_j \qquad (7.1)$$

$$S_j = 1 - \frac{|u_o - u_j|}{u_j} \quad \text{für } u_o \leqslant u_j \qquad (7.2)$$

Es ist eine dimensionslose Zahl zwischen 0 und 1, wobei $S_j = 0$ völlige Umstrukturierung des Systems im Hinblick auf das untersuchte Merkmal (etwa Phytomassenproduktion) und $S_j = 1$ entsprechend Stabilität im Sinne gleichbleibender Struktur ausdrücken. Aufschlußreicher ist vielfach das arithmetische Mittel der elementspezifischen Stabilitätsmaße s_j

$$S_j = \frac{1}{m} \sum_j^m s_j \qquad (8)$$

Ein Beispiel - die Biomasseproduktion eines Trockenrasens unter dem Einfluß des Herbizids 2,2 - Dichlorpropionsäure - Na - mag das verdeutlichen.

1) Auch für sie gilt obige Einschränkung hinsichtlich der Verwendung als Stabilitätsmaß.

Tabelle 1: Durchschnittliche Biomasse (g/0,25 m^2) von je 10 Testflächen, u_o = Kontrolle, u_j = 0,45 g DCP-Na/m^2 (Teilmaterial).

Arten	u_o	u_j	Δu	sj
Gramineen	21,41	6,62	14,79	0,31
Cirsium acaulon	8,23	5,95	2,28	0,72
Ononis spinosa	4,27	9,60	5,33	0,44
Euphorbia cyparissias	1,33	0,72	0,61	0,54
Viola hirta	1,25	0,68	0,57	0,54
Teucrium chamaedrys	3,52	1,76	1,76	0,50
Fragaria viridis	1,34	0,77	0,57	0,58
Sanguisorba minor	1,21	1,73	0,52	0,70
Centaurea jacea	2,67	2,33	0,34	0,87
Salvia pratensis	0,97	2,76	1,79	0,35
Primula veris	0,23	0,62	0,39	0,37
Summe	46,43	33,54	28,95	5,93

Berechnet man die Systemänderung über die Gesamtmasse, so ist gemäß Gleichung 7

$$S_j = 1 - \frac{46.43 - 33.45}{46.43} = 0.72\ ;$$

nach Gleichung 8 ergibt sich 0.54

Dieses Beispiel zeigt, daß die einzelnen Elemente eines Systems auf die gleiche Störung unterschiedlich reagieren. Werden die pauschalen Produktionswerte zugrundegelegt, so ist die Umstrukturierung wesentlich "geringer" als nach Gleichung 8, die eine präzisere Aussage liefert, weil hier die elementspezifische Ansprache auf das Herbizid erfaßt wird.

4. Die Belastbarkeit von Böden und Sedimenten als Steuergröße ökosystemarer Stabilität

4.1. Die Pufferkapazität von Böden und Sedimenten

Oberflächenmaße Sedimente und Böden bilden ein besonders wichtiges regulatorisches Kompartiment eines Ökosystems, da sie potentielle Schadstoffe aufzunehmen und durch Bindung aus dem Stoffkreislauf der Biosphäre zu entfernen vermögen. In schematischer Form zeigt Abb. 4 die Fülle der möglichen Reaktionen.

Für diese Reaktionen sind physikalische und chemische Boden- bzw. Sedimenteigenschaften wesentlich, die sich unter den Begriffen Filterung, Pufferung und biotische Aktivität zusammenfassen lassen (vgl. BRÜMMER, 1976; TOURTE, 1972).

Die Filterwirkung besteht in der mechanischen Zurückhaltung suspendierter Stoffe im Sickerwasser und ist somit in erster Linie abhängig von der Körnung und dem Porenspektrum. Tonreiche Böden und Sedimente haben eine hohe Filterwirkung, da vorwiegend feine Wasserleitbahnen ausgebildet sind, die Filterleistung ist dagegen wegen der geringen Durchlässigkeit sehr klein. Umgekehrt ist die Filterleistung sand- und kiesreicher Substrate hoch, ihre Wirksamkeit jedoch wesentlich geringer, während diejenige schluffreicher Böden und Sedimente in Abhängigkeit von der Gefügeform sehr unterschiedlich - und

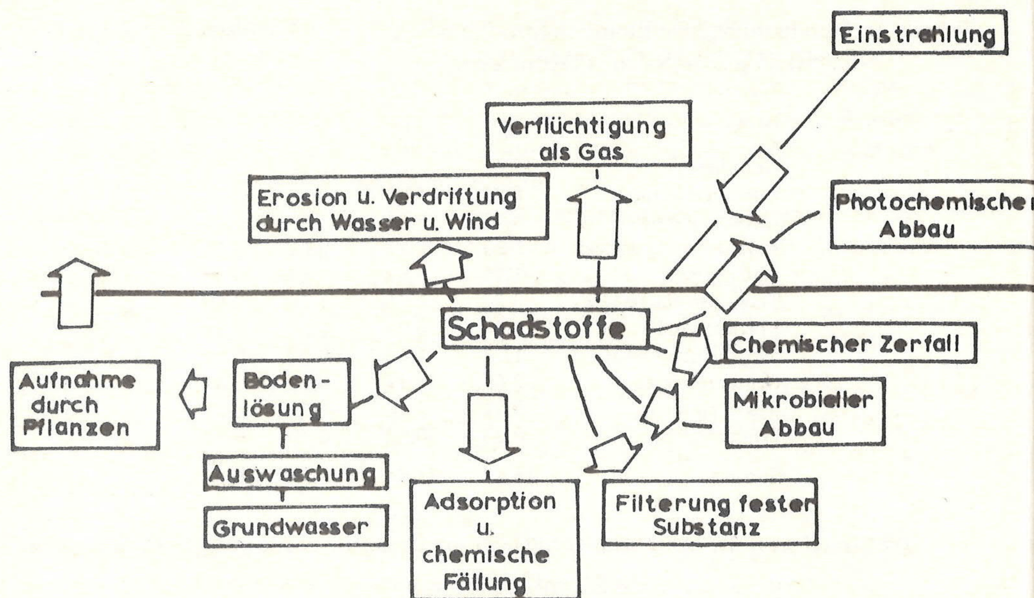


Abb. 4: Verhalten potentieller Schadstoffe in Böden und Sedimenten (nach BRÜMMER, 1976, verändert)

zum Teil ebenso niedrig wie die von Tonen - ist. Indirekt wird die Filterwirkung durch den Gehalt an Eisen- und Aluminiumoxiden sowie Carbonaten beeinflußt, da hohe Gehalte an diesen Komponenten im allgemeinen die Ausbildung eines gut durchlässigen Filtergerüstes fördern.

Als Pufferwirkung wird die Fähigkeit bezeichnet, gelöste Schadstoffe sorptiv oder durch Fällung zu binden; sie ist abhängig von der minero-chemischen Zusammensetzung der Böden und ihrem Gehalt an Humusstoffen. Besonders wichtig sind unter den mineralischen Komponenten die Tonminerale, Eisen- und Aluminiumoxide sowie Carbonate.

Die Tonminerale besitzen vorwiegend negative Ladungen an ihren äußeren und - mit Ausnahme des Kaolinits - inneren Oberflächen. Daher binden sie zum Ladungsausgleich bodenbürtige Kationen und Anionen austauschbar. Mit dem Sickerwasser transportierte Schadstoffe mit positiver Ladung (Schwermetalle und einige organische Biozide) oder - abgeschwächt - potentiell toxische Anionen (z.B. Arsenate, Selenite) sowie polar aufgebaute Verbindungen (gewisse Herbizide) können entweder im Eintausch gegen bodeneigene Ionen oder koordinativ (Ionen-Dipol-Bindung) an die Tonteilchen adsorbiert werden. Eine besonders feste Bindung erfolgt durch Einlagerung in die Zwischenschichten aufweitbarer Tonminerale (Vermiculit, Montmorillonit, Bentonit). Im Gegensatz zu den Tonen weisen die gröberen Fraktionen, die aus Primärmineralen (Quarz, Feldspäte) und Gesteinsbruchstükken bestehen, wegen ihrer geringen Oberflächenladung auch nur ein sehr begrenztes Austauschvermögen auf. Die Bindungskapazität der Huminstoffe für Kationen, Anionen und

polare Moleküle ist erheblich höher als die der Tonminerale (vgl. Tab. 2); als Komplexbildner vermögen sie vor allem mehrwertige Metallkationen sehr fest anzulagern. Üblicherweise wird dieses Austauschvermögen der anorganischen und organischen Bodenkomponenten in mval/100g angegeben; Tabelle 2 gibt einen Überblick über die Kationenaustauschkapazität der wichtigsten Austauscher.

Tabelle 2: Kationenaustauschkapazität (KAK in val/100g) der wichtigsten Austauscher des Bodens (nach MÜCKENHAUSEN, 1975).

Austauscher	KAK	Austauscher	KAK
Kaolinite	3 – 15	Allophane	100
Halloysite	5 – 10	Metalloxide	3 – 25
Montmorillonite	80 – 120	Feinschluff (2-6 μm)	15
Vermiculite	100 – 150	Mittelschluff (6-20 μm)	5
Übergangsminerale	40 – 80	org. Substanz	150 – 200
Illite	20 – 50	Huminstoffe	100 – 500
Chlorite	10 – 40	Tonfraktion mittel-	
Glaukonite	5 – 40	europäischer Böden	40 – 60

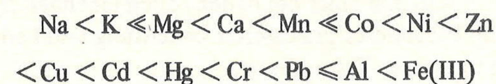
Die Anionenaustauschkapazität bleibt im allgemeinen quantitativ weit hinter der Kationen-Austauschkapazität zurück. Größere Bedeutung hat sie in sauren Böden mit hohem Anteil an Metalloxiden (-hydroxiden), wie Pseudogley, Gley, Marsch, Luvisol, Ferralsol. Der Gehalt an Huminstoffen wächst in der Regel mit der Menge organischer Substanz im Boden. Von dieser hängen wiederum Zahl und Aktivität der terricolen Mikroorganismen ab, die für den Abbau organischer Schadstoffe ausschlaggebende Bedeutung haben (vgl. MÜCKENHAUSEN, 1975; TOURTE, 1972). Die Pufferwirkung von Böden und Sedimenten wird schließlich maßgeblich durch die Oxide und Hydroxide des Eisens und Aluminiums sowie Calciumcarbonat bestimmt, die Fällungsreaktionen steuern. Die in anionischer Form auftretenden Elemente Arsen, Chrom, Selen, Molybdän werden im Austausch gegen OH-Ionen der o.g. Eisen- und Aluminiumverbindungen gebunden; Carbonate fällen Anionen im Austausch gegen CO_3-Ionen oder durch Freisetzung von Calcium-Ionen.

Von Bedeutung sind ferner der Säure-Basenhaushalt (pH-Wert) und die Oxidations- und Reduktionsbedingungen (Eh-Wert) der Böden, ihre räumliche Struktur, das Relief sowie Vegetationsdecke und Bodennutzung.

4.2. Die Belastbarkeit von Böden und Sedimenten

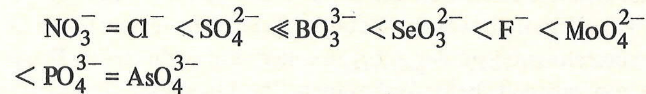
Die Belastbarkeit von Böden und Sedimenten ist einerseits eine Funktion der Bodeneigenschaften und steigt in der Regel mit dem Gehalt an Huminstoffen, Ton, Eisen- und Aluminiumoxiden sowie Carbonaten an, zum anderen wird sie von den physikalisch-chemischen Eigenschaften der Schadstoffe, sowie bei organischen Verbindungen von deren (relativer) Persistenz bzw. Stabilität gegenüber mikrobiellen Abbauvorgängen bestimmt.

Für die vorwiegend katonisch gebundenen Elemente ergibt sich folgende Immobilisierungsreihe (BRÜMMER, 1976):



$$Na < K \ll Mg < Ca < Mn \ll Co < Ni < Zn$$
$$< Cu < Cd < Hg < Cr < Pb \leqslant Al < Fe(III)$$

Für die als Anionen auftretenden Elemente gilt:



$$NO_3^- = Cl^- < SO_4^{2-} \ll BO_3^{3-} < SeO_3^{2-} < F^- < MoO_4^{2-} < PO_4^{3-} = AsO_4^{3-}$$

Erdöl und -derivate werden nur in geringem Umfange, die meisten Biozide hingegen in beträchtlicher Menge in Böden gebunden.

In Abhängigkeit von p- und Eh-Wert sowie vom Stoffbestand der Böden und Sedimente sind allerdings erhebliche Abweichungen von dieser Reihenfolge möglich. Ferner ist nicht die unterschiedliche Toxizität der einzelnen Substanzen berücksichtigt. Gemäß vorstehender Sorptionsreihen binden Böden nur geringe Mengen einwertiger Kationen und Anionen, aber andererseits führen erst relativ erhebliche Konzentrationen dieser Spezies in der Lösungsphase zu Schadwirkungen bei Tier und Pflanze. Umgekehrt wirken bereits geringe Mengen der leicht sorbierbaren Schwermetalle Cadmium, Blei und Quecksilber in der Bodenlösung akut und artenspezifisch toxisch. Cadmium schädigt beispielsweise bei Konzentrationen von 1 mgl^{-1} das Gemüsewachstum stark (FOROUGHI et al., 1975); die Schädlichkeitsgrenze für Algen und Kleinkrebse liegt bei 0.1 mgl^{-1} und für (manche) Fische bei 0.3 mgl^{-1} ; die Toleranzgrenze für Trinkwasser beträgt 0.01 mgl^{-1}.

Wie bei der Definition systemarer Stabilität und Belastbarkeit allgemein festgestellt, muß insbesondere bei Anwendung dieser Begriffe auf Böden und Sedimente die unterschiedliche Toxizität der potentiellen Schadstoffe berücksichtigt und Belastbarkeit substanz-spezifisch gefaßt werden. Sie wird solange nicht überschritten, wie die organischen und anorganischen Sorptionsträger in der Lage sind, zugeführte Schadstoffe soweit zu immobilisieren, daß keine toxischen Konzentrationen in der Lösungsphase auftreten. Als ökologisch wesentlicher Kennwert für die substanz-spezifische Belastbarkeit sollte deshalb die Relation der pro Gewichtseinheit Boden oder Sediment gebundenen Menge eines Schadstoffes zu seiner Konzentration in der Lösungsphase herangezogen werden. Ihre experimentelle Bestimmung liefert Adsorptionsisothermen (vgl. Abb. 5).

Sofern anhand biologischer Kriterien festgelegte Grenzwerte für Schadstoffkonzentrationen in der Lösungsphase festgelegt sind, lassen sich mit Hilfe dieser Adsorptionsisothermen Werte für die Belastbarkeit von Böden und Sedimenten ermitteln, indem man die für gegebene Lösungskonzentrationen von der Bodensubstanz gebundenen Schadstoffmengen bestimmt und ggf. auf kg/ha umrechnet. Für einen Grenzwert von 0.1 mg Cd/l ergibt sich nach Abb. 5 bei einer Bodentiefe von 1 m eine Belastbarkeit von rund 40 (Podsole) bis 150 (Parabraunerden) kg Cd/ha. Die natürlichen Cd-Gehalte in der gleichen Bodentiefe liegen bei 1 - 2 kg/ha. Die aktuelle Bleibelastung der Ränder vielbefahrener Straßen liegt bei 250 kg/ha (bezogen auf die oberen 20 cm); die Belastbarkeit beträgt für die meisten Böden mehrere t/ha (BRÜMMER, 1976).

Von grundlegender Bedeutung für die Ermittlung von derartigen Belastungsgrenzwerten ist die Tatsache, daß bei gemeinsamem Auftreten von Schadstoffen in der Lösungsphase nicht nur additive, sondern auch multiplikative (superadditive) Schadwirkung eintreten kann. Addition der toxischen Wirkung wird beispielsweise bei der Kombination von Cadmium und Zink beobachtet, während Kupfer die Giftwirkung um ein Vielfaches verstärkt (MEINCK, 1968). Dieser Spezialfall einer bei nahezu allen lebenden Systemen gegebenen Mehrfachbelastung ist von besonderer praktischer Bedeutung und bedarf gerade im geowissenschaftlichen Kontext intensiver Erforschung.

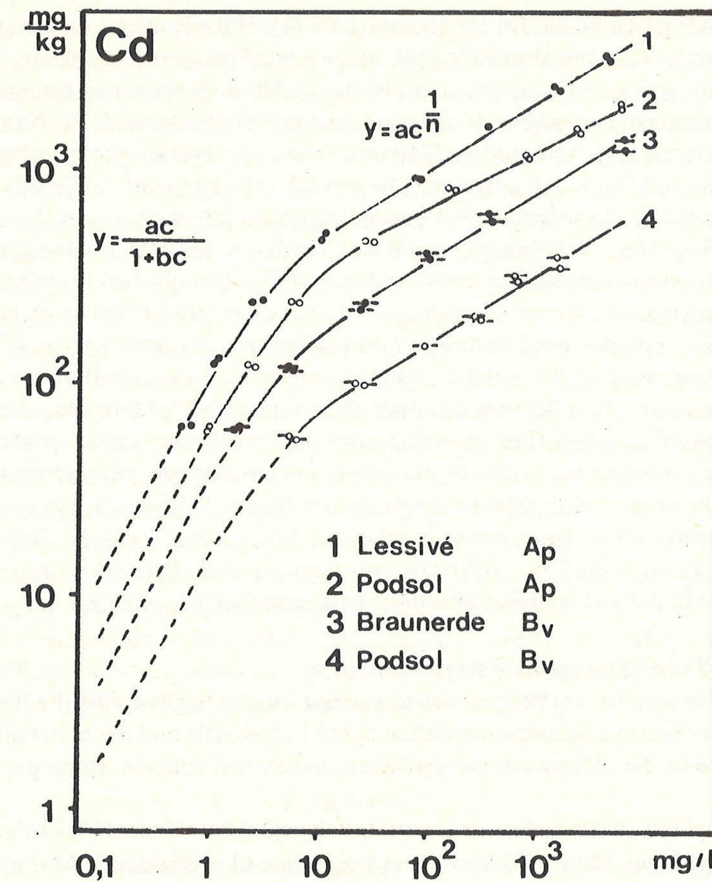


Abb. 5: In Form von Adsorptionsthermen dargestellte Beziehung zwischen dem vom Boden adsorbierten Cadmium und der Cadmiumkonzentration der Bodenlösung schleswig-holsteinischer Böden (nach BRÜMMER, 1976)

4.3. Die Pufferkapazität von Böden und der Stabilitätsbereich von Waldgesellschaften gegenüber Schwefeldioxid

In Anbetracht der großen ökologischen Bedeutung gasförmiger Luftverunreinigungen soll abschließend die Reaktion mitteleuropäischer Laub- und Nadelwälder auf SO_2-Immissionen in Abhängigkeit von der Pufferkapazität der Böden dargestellt werden. SO_2 bzw. die daraus durch Wasseraufnahme hervorgehende schweflige Säure (die z.T. zu Schwefelsäure aufoxidiert wird) wirken vor allem durch Veränderung des intrazellulären Redoxpotentials (Reduktion) sowie Chlorophyllzerstörung schädigend auf Pflanzen, und die Bedeutung dieser Vorgänge erhellt aus der Tatsache, daß die jährliche Emissionsrate dieses potentiellen Schadstoffes in der Bundesrepublik Deutschland bei $5 \cdot 10^6$t liegt (Materia-

lien zum Umweltprogramm der Bundesregierung, 1971). Hohe Konzentrationen wirken kurzzeitig stärker schädigend als niedrige bei entsprechend längerer Einwirkung.

Unter sonst gleichen Voraussetzungen ist der Stabilitätsbereich von Laubwald im Hinblick auf SO_2- Immissionen größer als der von immergrünem Nadelwald. Die Nadeln leben im Regelfall mehrere Jahre und sind im Winter bei stark verringerter photosynthetischer Aktivität den höchsten SO_2- Raten ausgesetzt. Wesentlich verstärkt wird die Schadwirkung dadurch, daß Nadelbestände aufgrund ihrer ganzjährig hohen Interzeption eine beträchtliche Erhöhung der Schwefeleinwaschung in den Böden bewirken. Die Untersuchungen von ULRICH (1972) belegen dies eindrucksvoll: während auf Freilandflächen 18-56 kg Schwefel/ha · a in den Boden gelangen, können Fichten eine Erhöhung der Schwefeleinwaschung bis auf 200 kg/ha · a bewirken. Entsprechend niedrig sind die pH-Werte des Tropfwassers und Stammabflusses - sie schwanken zwischen 3.1 und 3.7 -, was insbesondere auf wenig puffernden Sandböden zu einer starken Versauerung der obersten Bodenhorizonte (pH 3.5) führt. Dies bedingt eine erhebliche Zunahme der Nährstoffauswaschung sowie die Freisetzung toxisch wirkender Aluminium-Ionen aus Tonmineralen, wodurch die Sorptionskapazität beschleunigt abnimmt.

Untersuchungen im Ruhrgebiet haben folgende feinere Differenzierung nach Resistenzstufen gegenüber SO_2- Immissionen[1)] erbracht: Ulme, Pappel > Esche, Buche; Kiefer > Fichte, Tanne (DOMRÖS, 1966). Die insgesamt geringere Belastbarkeit der Nadelhölzer führt hier in der Tat zu ihrem allmählichen Ersatz durch Laubhölzer.

4.4. Die Stabilität tropischer Regenwaldbiome

Abschließend sollen am Beispiel des tropischen Tieflandregenwaldes die Bedeutung des Bodens unter einem allgemeineren Gesichtspunkt behandelt und die beträchtlichen Stabilitätsunterschiede des Makrosystems gegenüber inneren und äußeren Störungen skizziert werden.

Ausgangspunkt ist die anderenorts ausführlich begründete These (FRÄNZLE, 1977), daß gerade die geringen Nährstoffreserven der tropischen Climaxböden in Verbindung mit den hohen Energieflüssen des dortigen Tieflandklimas die seit langem bekannte, außerordentliche floristische Diversität der Regenwälder bedingen. Sie geht aus von der oben erörterten Tatsache, daß Climaxbestände im Vergleich zu ihrer Umwelt entropiearm sind, da Lebewesen und Lebensgemeinschaften sich negentropisch verhalten.

Da die Entropie der tropischen Climaxböden - charakterisiert durch die Nährstoffverteilung - sehr hoch ist, muß die Entropiebildungsrate der auf ihnen stockenden Formationskomplexe entsprechend gering sein, um den stabilen Zustand des gesamten Ökosystems in der wirksamsten Weise möglichst lange aufrecht zu erhalten. Dies geschieht durch Ausbildung hierarchisch gegliederter, höchstdiversifizierter Bestände, und die - vielfach als Einnischungsvorgang beschriebene - hohe faunistische Diversität der Regenwald-Biota verstärkt dieses negentropische Verhalten der Vegetation. Definiert man den zur Charakterisierung der biozönotischen Dynamik wesentlichen Energiefluß als Quotient Primärproduktion/gesamte Biomasse (MARGALEF, 1968), so erweist er sich nämlich als negativ korreliert mit der Zahl der trophischen Niveaus. Dies bedeutet im Lichte der Feststellungen des Abschnittes 3.2., daß die Biozönose aufgrund der Vielzahl ihrer internen negativen Rückkoppelungen hinsichtlich endogener Störungen ein hochstabiles System darstellt, dessen Oszillationen um den Gleichgewichtszustand gering sind. Anders jedoch das Ökosystem: für seine Stabilität sind diejenigen positiven Reihen- bzw. Parallelkoppelungen zwischen Biozönose und Biotop von ausschlaggebender Bedeutung, die in den Termini der ökologischen Geobotanik als Wasser-, Wärme- und Nährstoff-Faktor bezeichnet werden. Sinkt die Menge des pflanzenverfügbaren Wassers unter einen Grenzwert, der durch die Zahl humider Monate approximiert werden kann (LAUER, 1952), so wird der Regenwald ersetzt durch Savannenbestände. Verringert sich die Energieflußdichte über den durch die ökologische Valenz der Spezies bzw. Ökotypen bestimmten Rahmen, so muß die Diversität abnehmen. Auf die inverse Korrelation zwischen Nährstoffgehalt des Bodens und Diversität wurde bereits hingewiesen, wobei auch hier die ökologische Valenz als Randbedingung eine wesentliche Rolle spielt; d.h. sinkt die Menge der pflanzenverfügbaren Nährstoffe auf das für tropische Tieflandspodsole typische Maß, so verringert sich die Diversität entsprechend (FRÄNZLE, l.c.). Diesem Absinken des Nährstoffspiegels unter ein kritisches Minimum wirken das bekannte 're-cycling' sowie das von FITTKAU (1973) und KLINGE (1973) betonte selektive Herausfiltern autochthoner und allochthoner Nährstoffe aus dem Niederschlags- bzw. Interzeptionswasser entgegen. Externe Eingriffe in diese Koppelungen betreffen die Biozönose besonders stark. Insgesamt ergibt sich, daß die Stabilität der Biozönose Regenwald gegenüber externen Störungen (=intersystemischen Einflüssen) also wesentlich geringer ist als gegenüber intrasystemischen.

1) Ihre toxische Wirkung wird im Revier wie andernorts durch Schwermetallstäube wesentlich erhöht; diese beschleunigen einerseits katalytisch die Oxidation von SO_2, andererseits entfalten sie elementspezifische (additive bzw. multiplikative) Schadwirkungen.

5. Literatur

AHRENS, H. und J. LÄUTER (1974): Mehrdimensionale Varianzanalyse. Hypothesenprüfung, Dimensionserniedrigung, Diskrimination bei multivarianten Beobachtungen.- Berlin

AMMER, U. (1969): zit. nach STÖCKER, 1974

AULIG, G., BACHFISCHER, R. und J. DAVID (1977): Wissenschaftliches Gutachten zu ökologischen Planungsgrundlagen im Verdichtungsraum Nürnberg - Fürth - Erlangen - Schwabach.- Text- und Kartenband, München

BAUER, H.J., FEGERS, R. und R. TRIPPEL (1973): Die mathematisch-kybernetische Beschreibung von Ökosystemen.- Tagungsbericht der Gesellschaft für Ökologie, Tagung Giessen 1972

BECHTEL, T.J. and B.J. COPELAND (1970): Effects of Pollution on Fish Species Diversity in Galvestone Bay, Texas.- FAO Pap. FIR: MP/70/E 71

BRODA, E. (1975): The Evolution of the Bioenergetic Processes.- Pergamon Press. Oxford

BRÜMMER, G. (1976): Belastung und Belastbarkeit von Böden und Sedimenten mit Schadstoffen.- Bayerisches Landwirtschaftliches Jahrbuch 53:136-157

DE GROOT, S.R. und P. MAZUR (1969): Grundlagen der Thermodynamik irreversibler Prozesse.- Hochschultaschenbücher 162/162a, Mannheim/Zürich

DOMRÖS, M. (1966): Luftverunreinigung und Stadtklima im Rheinisch-Westfälischen Industriegebiet und ihre Auswirkung auf den Flechtenbewuchs der Bäume.- Arb. z. Rhein. Landeskunde, 23

ECKENSBERGER, L.H. und P. BURGARD (1977): Ökosysteme in interdisziplinärer Sicht.- Vervielfältigter Bericht über das DFG - Symposium auf Schloß Reisenberg vom 17. - 19.6.1976

EIGEN, M. (1971): Selforganization of Matter and the Evolution of Biological Macromolecules.- Naturwissenschaften: 465-523

ELLENBERG, H. (1973): Belastung und Belastbarkeit von Ökosystemen.- Tagungsbericht der Gesellschaft für Ökologie, Tagung Giessen 1972

FITTKAU, E.J. (1973): Artenmannigfaltigkeit amazonischer Lebensräume aus ökologischer Sicht.- Amazoniana 4(3): 321-340
FLECHTNER, H.J. (1972): Grundbegriffe der Kybernetik.- Stuttgart
FOROUGHI, M., HOFFMANN, G., TEICHER, K. und F. VENTER (1975): Die Wirkung steigender Gaben von Blei, Cadmium, Chrom, Nickel oder Zink auf Kopfsalat nach Kultur in Nährlösung.- Landw. Forsch. 31, 2. Sonderheft: 206-215
FRÄNZLE, O. (1977): Biophysical Aspects of Species Diversity in Tropical Rain Forest Ecosystems.- Biogeographica 8: 69-83
GLANSDORFF, P. and I. PRIGOGINE (1971): Thermodynamic Theory of Structure, Stability and Fluctuations.- New York
KLINGE, H. (1973): Biomasa y materia orgánica del suelo en el ecosistema de la pluviselva centro-amazónica.- Acta cient. venez. 24: 174-181
LAUER, W., SCHMIDT, R.-D., SCHRÖDER, D. und C. TROLL (1952): Studien zur Klima- und Vegetationskunde der Tropen.- Bonner Geogr. Abh.2
LEHNINGER, A.L. (1970): Bioenergetik.- Stuttgart
MARGALEF, R. (1968): Perspectives in Ecological Theory.- Chicago-London
MAY, R.M. (1973): zit. nach STÖCKER, 1974
MEINCK' F. (1968): Industrie-Abwässer.- F. Fischer - Verlag, Stuttgart
MÜCKENHAUSEN, E. (1975): Die Bodenkunde.- Frankfurt
MÜLLER, P. (1977): Die Belastbarkeit von Ökosystemen.-.Mitt. 8 d. Schwerpunktes f. Biogeographie der Univ. d. Saarlandes
PANDOLFI, L. (1975): On Feedback Stabilization of Functional Differential Equations.- Boll. U.M.I. 11, Suppl. fasc. 3: 626-635
PRIGOGINE, I. (1947): Etude thermodynamique des phénomènes irréversibles.- Desoer, Liège
PRIGOGINE, I., NICOLIS, G. and A. BABLOYANTZ (1972): Thermodynamics of evolution.- Physics Today: 23-28 and 38-44
RAO, C.R. (1973): Lineare statistische Methoden und ihre Anwendungen.- Berlin
RIEDEL, W. (1977): Landschaftswandel und gegenwärtige Umweltbeeinflussung im nördlichen Landesteil Schleswig.- Forschungsauftrag des Deutschen Grenzvereins e.V. Flensburg
SACHSSE, H. (1974): Einführung in die Kybernetik.- Braunschweig
SCHAEFER, G. (1972): Kybernetik und Biologie.- Heidelberg
SCHIDLOWSKI, M. (1971): Probleme der atmosphärischen Evolution im Präkambrium.- Geolog. Rundschau 60: 1351-1384
SMITH, F.E. (1970): Analysis of Ecosystems.- In: D.E. Reichle (Ed.), Analysis of Temperate Forest Ecosystems. Ecological Studies 1, Berlin/Heidelberg/New York, 7-18
STEGMÜLLER, W. (1961): Einige Beiträge zum Problem der Teleologie und der Analyse von Systemen mit zielgerichteter Organisation.- Synthese 13: 5-40
STEGMÜLLER, W. (1969): Wissenschaftliche Erklärung und Begründung. Band I.- Probleme und Resultate der Wissenschaftstheorie und analytischen Philosophie, Berlin
STÖCKER, G. (1974): Zur Stabilität und Belastbarkeit von Ökosystemen.- Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch., Berlin 14: 237-261
TOURTE, C. (1972): Insecticides et environment: residus et toxicité dans les écosystèmes. Thèse méd. Paris
ULRICH, U. (1972): Chemische Wechselwirkungen zwischen Wald-Ökosystemen und ihrer Umwelt.- Forstarchiv 43: 41-43
WARBURG, O. (1966): Über die Ursache des Krebses. In: H. Holzer & Holldorf, A.W. (Hrdg.), Molekulare Biologie des malignen Wachstums, 1-16, Berlin-Heidelberg-New York
WATT, K.E.F. (1968): Ecology and Resource Management.- New York

Anschrift des Autors:

Prof. Dr. O. Fränzle
Geographisches Institut der Universität
Olshausenstraße 40 - 60
D - 2300 Kiel
BR Deutschland

Zum Druck angenommen im Juli 1977